

УДК 576.895.42

ВНЕКИШЕЧНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ И ПРОБЛЕМА ПАЗАРИТИЗМА У КЛЕЩЕЙ-ПАРАЗИТЕНГОН (ACARIFORMES: PARASITENGONA)

© А. Б. Шатров

Проанализирован феномен внекишечного пищеварения у такой высокоспециализированной группы, как клещи-паразитенгоны, и оценено его значение в личиночном паразитизме этих членистоногих и их жизненной стратегии. Прослежены морфологические предпосылки такого способа питания и дается характеристика его вероятных эволюционных последствий. Показано, что паразитизм — это жизненный сценарий, при котором пищевые потребности организмов эволюционно формируются в связи с другими организмами, поставляющими им в основном готовый пищевой материал. При этом всех клещей-паразитенгон как личинок, так и постларвальные стадии, вне зависимости от размера их потенциальной жертвы, можно отнести не к паразитам, а к микрохищникам.

За всю историю изучения членистоногих неоправданно мало внимания уделялось такому чрезвычайно интересному, можно сказать, парадоксальному явлению, как внекишечное пищеварение (extra-oral digestion, EOD) (Cohen, 1995, 1998). Между тем именно такой способ питания характерен для большинства групп членистоногих, а его классический пример — это высасывание пауками-тенетниками содержимого пойманного в ловчую сеть насекомого, в которое они перед тем впрыскивают богатый ферментами слюнный секрет. Кроме того, совершенно не освещена роль внекишечного пищеварения в становлении паразитарных отношений у членистоногих и особенно клещей.

Цель настоящего сообщения — попытка оценить морфологические предпосылки и эволюционные последствия, а также значение в жизненной стратегии внекишечного пищеварения у такой высокоспециализированной группы акариформных клещей, как клещи-паразитенгоны, объединяемые в когорту Parasitengona.

Материалом для работы послужили многолетние исследования автором жизненного цикла, развития, ультраструктурной морфологии, а также особенностей паразитизма у представителей двух семейств акариформных клещей (отряд Acariformes) — Trombiculidae и Microtrombidiidae.

Предпосылки

Внекишечное пищеварение — это особый способ питания, при котором плотные ткани жертвы ферментативно или механически обрабатываются вне организма хищника посредством его секреторных веществ и действий

ротового аппарата до легко усваиваемой, насыщенной питательными веществами жидкой фракции, которая затем поглощается хищником (Cohen, 1995, 1998). Иными словами, жертва превращается в своеобразную емкость, в которой как бы приготавливается жидкий питательный высококонцентрированный продукт. Считается, что внекишечное пищеварение чрезвычайно распространено в животном мире, но только среди членистоногих оно достигло, можно сказать, своего поистине исключительного развития. Почему же так происходит?

Большинство членистоногих обладает наружным кутикулярным, хитинизированным или же минерализованным покровом — своеобразным защитным панцирем, или экзоскелетом. Для того, чтобы проникнуть через этот панцирь, необходимо обладать соответствующими приспособлениями — мощными ротовыми органами. Но у хищных членистоногих, главным образом хелицеровых, к которым относятся и клещи, как правило, нет возможностей размельчать, разрывать и тем более пережевывать или же целиком заглатывать жертву. Изначально они лишены жевательных органов и имеют лишь относительно небольшие клешневидные, кинжаловидные или же стилетовидные хелицеры, посредством которых могут проделать в теле и тканях жертвы сравнительно небольшое отверстие (Snodgrass, 1948). Это обеспечивает им весьма ограниченный по площади доступ к внутренностям пойманного животного, которым они вынуждены пользоваться для получения необходимой им пищи. Так продолжалось на протяжении миллионов лет, когда на Земле, в частности на суше, еще в основном не существовали другие, не снабженные плотными покровами формы, и именно этот тип питания получил среди членистоногих наибольшее распространение. Таким образом, внекишечное пищеварение могло сформироваться и эволюционно выработалось в основном для преодоления твердого кутикулярного покрова при питании одних членистоногих другими (Cohen, 1995, 1998). По данным Коэна, из 136 семейств хищных *Chelicerata* представители 121 семейства используют внекишечное пищеварение. Соотношение общего числа семейств и семейств, использующих внекишечное пищеварение, у *Mandibulata*, объединяющих ракообразных и насекомых, несколько меньше и составляет соответственно 105 и 75 семейств (Cohen, 1995). Переход некоторых пауков, скорпионов и ряда других членистоногих к нападению на позвоночных нужно рассматривать как безусловно вторичную адаптацию.

Предполагается, что EOD и его частные особенности и механизмы возникали и совершенствовались в ходе эволюции многократно и независимо в разных группах членистоногих по мере их появления на Земле и дальнейшего адаптационного генеза. Но если у *Arachnida*, т. е. паукообразных, такой способ питания признается во многом изначально присущим свойством, поскольку у них, по данным Снодграсса (Snodgrass, 1948), никогда не было и нет настоящих жевательных органов, то в других группах хелицерат и мандибулят внекишечное пищеварение развивалось неоднократно *de novo*, независимо от других групп.

Каковы же морфологические предпосылки такого уникального способа питания?

Отсутствие развитых жевательных органов вынудило арахнид приспосабливаться к питанию жидкой пищей, которую они могли бы извлечь из своей жертвы. Жидкая пища требует от ротового аппарата выработки своеобразного, к тому же мощного, насосного механизма. Поэтому и у арахнид, и у мандибулят, использующих внекишечное пищеварение, деятельность хорошо развитого сосущего аппарата (рис. 1, см. вкл.) составляет значительную

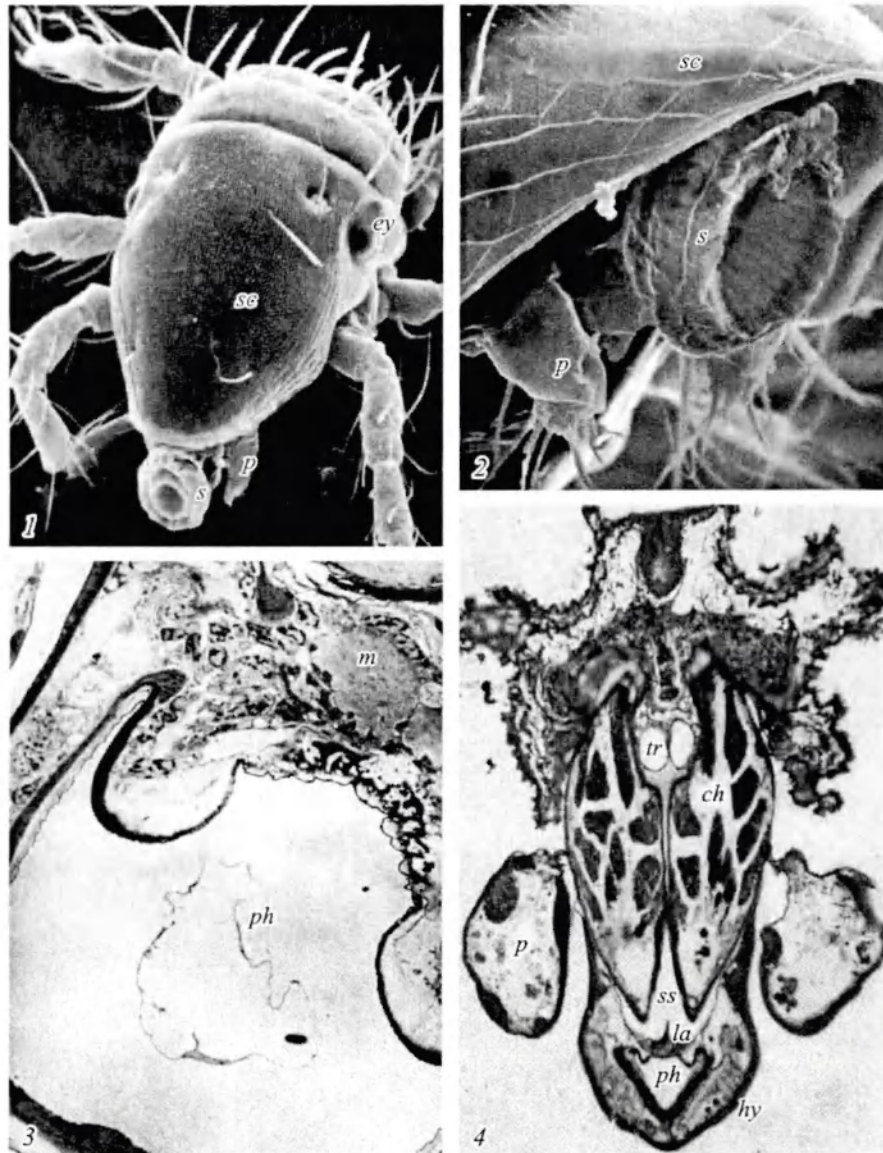


Рис. 1. Особенности организации клещей-паразитенгон (Parasitengona).

1 — личинка клеща *Platytrambidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae), паразитирующая на других членистоногих. Хорошо видна апикальная присоска, формируемая вершинными частями ротового аппарата. SEM. $\times 400$; 2 — скрытая под спинным щитком присоска, с помощью которой личинка клеща *Platytrambidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae) высасывает из своей жертвы жидкое содержимое. SEM. $\times 1300$; 3 — поперечный разрез объемной глотки личинки клеща *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombidiidae). TEM. $\times 5000$; 4 — поперечный разрез апикальных частей ротового аппарата взрослого клеща *Platytrambidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae). Виден лабрум, разграничивающий ток пищи и слюны в пределах ротового аппарата. Полутонкий срез, толудиновый синий. $\times 90$. *ch* — базальный членик хелицеры, *cy* — глаз, *hy* — гипостом, *la* — лабрум, *m* — мышцы, *p* — пальпа, *ph* — глотка, *s* — присоска, *sc* — спинной щиток, *ss* — субхелицеральное пространство, *tr* — главные трахейные стволы.

Fig. 1. Peculiarities of the Parasitengona mites organization.

часть процесса питания. Этот аппарат включает, во-первых, мощный глоточный насос, обеспеченный мышцами, значительно расширяющими глоточный просвет и тем самым создающими нагнетающий эффект (рис. 1, 3). Во-вторых, немалую роль в этом процессе играют вершинные части ротового аппарата, очень часто приобретающие форму присоски, что в свою очередь чрезвычайно облегчает подобного рода процесс питания (рис. 1, 1, 2). Кроме того, никакое питание, а тем более такое специализированное, как внекишечное пищеварение, было бы невозможно без исключительно развитых экстраинтестинальных, т. е. функционирующих помимо кишечника, слюнных желез (рис. 2, 2, 3, см. вкл.). Именно секреторные вещества слюнных желез ответственны за разжижение тканей жертвы и приведение их, так сказать, в «удобоваримое» состояние. Поэтому у всех паукообразных слюнные железы развиты, как правило, очень хорошо (Беклемишев, 1964). Важно отметить, что деятельность слюнных желез и ротового аппарата многих групп членистоногих находится в тесном функциональном взаимодействии и подчинена особому закону, открытому еще в начале XX в. (Awati, 1914). Этот закон устанавливает принцип несмешивания токов слюны и жидкой пищи в пределах ротового аппарата, для чего существуют различные морфологические структуры и механизмы (рис. 1, 4), описывать которые в деталях не представляется возможным. Все эти принципы с успехом реализуются во многих группах членистоногих, естественно отличаясь частными деталями.

Помимо ротового аппарата и слюнных желез, немаловажное значение в осуществлении внекишечного пищеварения принадлежит пищеварительному тракту, главным образом средней кишке. У представителей групп, переваривающих пищу в полости кишки, т. е. имеющих полостное или более совершенное пристеночное (мембранное) пищеварение (Уголев, 1972), с необходимостью вырабатываются специализация и дифференциация как отделов кишечника, так и собственно пищеварительных и секреторных клеток, более или менее интенсивно обновляющихся в процессе жизнедеятельности организма. При поглощении же в кишку уже предварительно полупереваренных веществ пищеварительным клеткам уже практически ничего другого не остается, как только тем или иным способом, но достаточно пассивно, например, путем фаго- или пиноцитоза захватить и аккумулировать эти вещества (рис. 2, 1). Поэтому в выработке совершенного пищеварительного тракта при этом, в сущности, нет необходимости. Конечно, это не означает, что все членистоногие лишены дифференцированного на отделы кишечника. Вовсе нет. Это лишь означает, во-первых, что животные с развитыми отделами кишки находятся на эволюционном древе выше тех, которые этим качеством не обладают. Во-вторых, само по себе внекишечное пищеварение могло сформироваться только на основе достаточно примитивных способов усвоения пищи, т. е. в те далекие времена истории Земли, когда еще только решался вопрос о способах пищеварения как такового. Иными словами, внекишечное пищеварение, видимо, могло сформироваться и впоследствии прогрессировать на заре становления основных эволюционных стволов членистоногих. И те группы, которые сохранили до некоторой степени архаичный способ утилизации пищи, как например способность к фагоцитозу, развили этот способ пищеварения значительно сильнее других групп. Это будет видно из дальнейшего изложения. Здесь можно прийти к такого рода парадоксальному суждению, что характер пищеварительного эпителия, его строение и онтогенетическая динамика определяют и всю стратегию развития данной группы организмов, ее эволюцию и пищевую адаптацию. В том числе это относится и к ротовому аппарату и

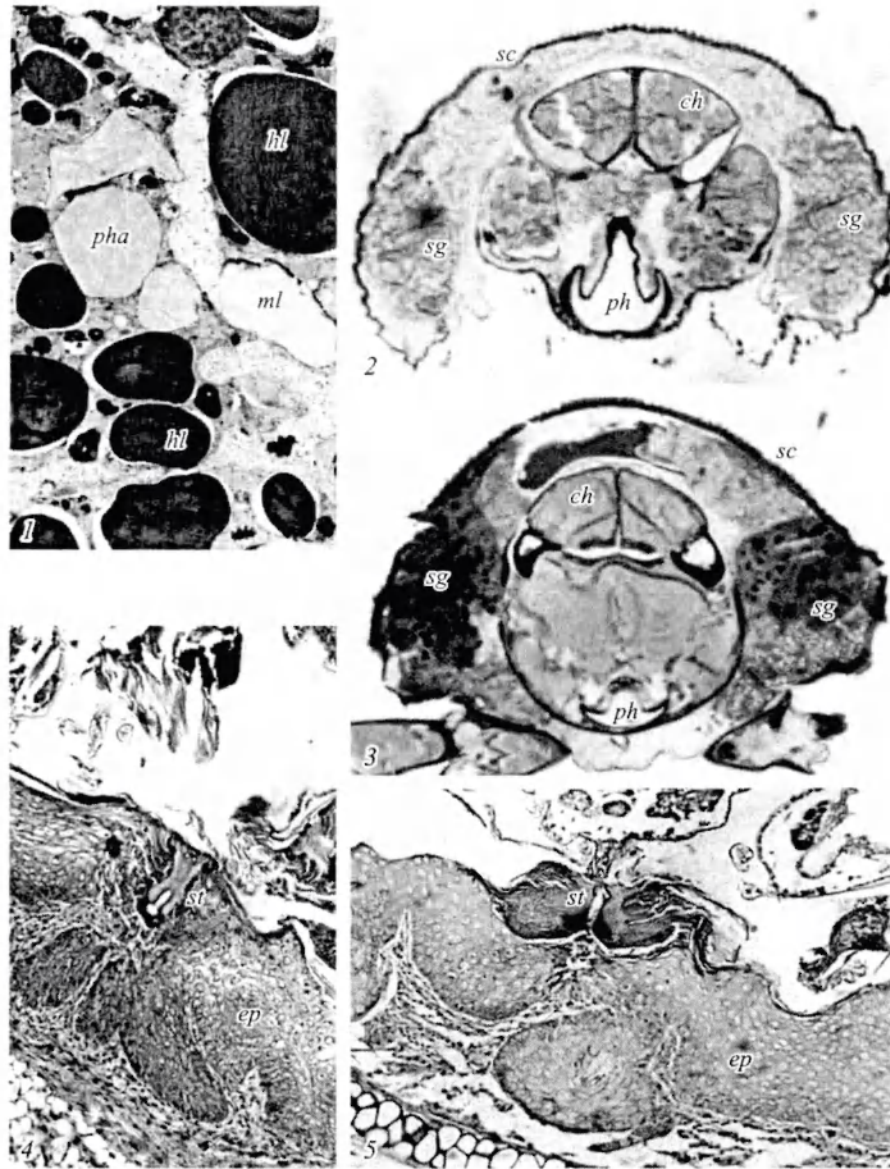


Рис. 2. Организация и особенности паразитирования клещей-паразитенгон (Parasitengona).

1 — участок средней кишки взрослого краснотелкового клеща *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) (Acariformes: Trombiculidae), выполненный крупными стационарными пищеварительными клетками с фагосомами и гетеролизосомами. ТЕМ. $\times 5000$; 2 — поперечный срез гнатосомы личинки *Platytrombidium fasciatum* (C. L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae) на уровне основания гипостома с объемной глоткой и слюнными железами по сторонам от ротового аппарата. Полутонкий срез, толуидиновый синий. $\times 180$; 3 — поперечный срез гнатосомы личинки *Camerotrombidium pexatum* (C. L. Koch, 1837) (Acariformes: Microtrombidiidae) на уровне середины гнатокосы с развитыми слюнными железами по сторонам от ротового аппарата. Полутонкий срез, толуидиновый синий. $\times 180$; 4 — стилостом — пищевая трубка — личинки краснотелкового клеща *Neotrombicula pomeranzevi* (Schluger, 1948) (Acariformes: Trombiculidae) в эпидермисе красно-серой полевки. Снимок с гистологического препарата. Азур-эозин. $\times 150$; 5 — стилостом личинки краснотелкового клеща *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) (Acariformes: Trombiculidae) в покровах рыжей полевки. Гистологический препарат. Азур-эозин. $\times 150$. *ch* — хелицеры, *ep* — эпидермис, *hl* — гетеролизосомы, *ml* — просвет средней кишки с гомогенными каплями пищевого субстрата, *ph* — глотка, *pha* — фагосома, *sc* — спинной щиток, *sg* — слюнные железы, *st* — стилостом.

Fig. 2. Organization of Parasitengona mites and their parasitizing habits.

слюнным железам — животное приспособливает свой ротовой аппарат, а также и слюнные железы к организации кишечника и, следовательно, потребностям организма, а не наоборот, т. е. можно говорить о примате энтодермального производного в процессе эволюции и адаптациогенеза у многих групп животных. Питание есть главная, определяющая функция организма и с этим неизбежно приходится считаться.

Хищники и паразиты

Вообще, проблема внекишечного пищеварения охватывает широкий спектр различных биологических дисциплин, таких как биохимия ферментов, физиология питания, эволюционная экология и, не в последнюю очередь, ультраструктурная и функциональная морфология органов и тканей, связанных с реализацией данного способа получения пищи. К сожалению, эта область остается наименее исследованной дисциплиной в познании механизмов питания, особенно применительно к таким чрезвычайно обширным и биологически разнообразным группам паукообразных, какими являются акариформные и паразитиформные клещи. Точно так же роль EOD в становлении и эволюции паразитарных отношений у клещей и других членистоногих, а также проблема эволюционно-морфологического разграничения хищничества и паразитизма остаются весьма слабо изученным разделом зоологии и общей паразитологии.

По мнению Коэна (Cohen, 1995, 1998), внекишечное пищеварение свойственно преимущественно хищникам, которые в отличие от паразитов в широком смысле не приспособливаются тем или иным способом к источнику пищи, а трансформируют его определенным образом для своих нужд, для чего затрачивают дополнительные усилия и энергию, т. е. они питаются не уже готовым пищевым субстратом, а полученным в результате определенной работы. Иными словами, их эволюция идет вполне независимо от эволюции их потенциальных жертв, а внекишечное пищеварение как раз и является мерилем достаточно широкой пищевой адаптации, не привязанной жестко к тем или иным объектам хищничества. У паразитов все обстоит несколько иначе. Известно, что такие древние и высокоспециализированные эктопаразиты, как иксодовые клещи поглощают в основном цельную кровь из капиллярного русла или же из пищевой полости, образующейся при питании паразита в покровах хозяина. Несмотря на значительные усилия по поиску хозяина — позвоночного животного, нападения на него, внедрения в его покровы и даже значительное ферментативное действие слюнного секрета в ранке животного, поглощается тем не менее уже готовый высококонцентрированный пищевой субстрат, каким является кровь. Следовательно, иксодовые клещи не удовлетворяют в полной мере понятию внекишечного пищеварения, но зато являются образцовыми паразитами. Поэтому с общих позиций можно сказать, что паразитами являются те организмы, пищевые потребности которых эволюционно формируются в связи с другими организмами, поставляющими им в основном готовый пищевой материал. Все другие взаимоотношения между животными уместно отнести к хищничеству или же, применительно к мелким членистоногим, нападающим на более крупных животных, вне зависимости от их систематического статуса, — к микрохищничеству. Самых же подобных животных в таком случае можно отнести к разряду микрохищников (Балашов, 1982; Чайка, 1997).

Частные примеры и следствия

Уникальный пример внекишечного пищеварения в животном мире можно обнаружить, в частности, у представителей огромного по численности и чрезвычайно биологически разнообразного отряда акариформных клещей (Acariiformes). Речь идет о клещах-краснотелках сем. Trombiculidae, а также и о других близкородственных семействах, объединяемых в когорту Parasitengon.

Здесь важно подчеркнуть несколько принципиальных моментов как в реализации жизненного цикла этих клещей, так и в их морфофункциональных особенностях. Прежде всего клещи этой группы, населяющие почву и водоемы, характеризуются уникальным развитием с чередованием активных и покоящихся стадий в жизненном цикле. Из яйца появляется непитающаяся регрессированная предличинка, которая линяет на активную шестиногую паразитическую личинку, отличную по внешнему виду от других стадий развития (рис. 1, 1). После однократного питания на позвоночном (Trombiculidae) или беспозвоночном (представители других семейств) хозяине личинка превращается в покоящуюся регрессированную протонимфу, из оболочки которой вылупляется активная хищная дейтонимфа. Последняя многократно питается, теряет активность и претерпевает линьку на покоящуюся регрессированную тритонимфу, из которой в свою очередь вылупляется хищный взрослый клещ. Дейтонимфы и взрослые клещи питаются различными мелкими беспозвоночными и их яйцами. Все активные стадии этих клещей как паразитическая личинка, так и дейтонимфа и взрослый клещ, в высокой степени удовлетворяют понятию внекишечного пищеварения, поскольку заглатывают в среднюю кишку уже ферментативно обработанный преорально жидкий пищевой субстрат, лишенный клеточных фрагментов и других плотных компонентов (Mitchell, 1970). Этот пищевой субстрат в виде пищевых капель незначительно дополнительно обрабатывается в средней кишке посредством полостного пищеварения и затем поглощается статичными пищеварительными клетками преимущественно путем фагоцитоза (архаичный способ) (рис. 2, 1) и пиноцитоза. Важно отметить, что, следуя общей адаптивной стратегии этой группы, личинки краснотелковых клещей не питаются кровью своих хозяев — позвоночных животных, т. е. высококонцентрированным готовым пищевым субстратом, как это делают, например, иксодовые и аргасовые клещи, о чем говорилось выше. Наоборот, они растворяют посредством слюнного секрета локальный участок в глубине покровов хозяина, откуда и получают необходимый, но также насыщенный питательными веществами пищевой субстрат в виде лимфы, жидкой фазы экссудата и межтканевой жидкости (Шатров, 2000). В этих целях личинки краснотелок развивают в покровах животных стилостом (рис. 2, 4, 5), или пищевую трубку, т. е. демонстрируют пример высокой адаптации к питанию на широком круге позвоночных животных (Shatrov, 2001). Стилостом иной организации характерен и для личинок водяных клещей (Åbro, 1984). Вместе с тем в организации самих личинок краснотелок и других паразитенгон практически ничего не свидетельствует об их паразитизме, а разделение на хищников и паразитов во всей этой группе во многом традиционно обусловливается исключительно относительными размерами хищника и жертвы, что в отношении такого сложного явления, как паразитизм, нельзя рассматривать в качестве безусловно надежного критерия.

Во всей линии паразитенгон адаптациогенез шел не по пути выработки частных специализаций в отношении групп возможных жертв или хозяев,

а по пути совершенствования именно механизмов внекишечного пищеварения в связи с архаичными особенностями внутренней организации, в особенности кишечника (рис. 3). Способ и механизмы питания здесь подгонялись под уже имеющуюся конституцию, и ведущими факторами в их совершенствовании явились организация кишки и характер индивидуального развития, на обслуживание которого это питание в основном и направлено. У этих клещей в полной мере реализуются те принципы в организации и функционировании ротового аппарата и слюнных желез, о которых говорилось выше. Причем, как предполагается (Mitchell, 1970), несколько парных слюнных желез (рис. 2, 2, 3; 3) и их расположение на слюнном протоке свидетельствуют об определенном, может быть даже специфическом смешивании ферментов слюны и их определенной комбинации в предротовой полости клеща для более эффективного действия слюнного секрета в тканях



Рис. 3. Схема анатомической организации взрослых фаз развития клещей-краснотелок (Acariformes: Trombiculidae).

С левой стороны показана средняя кишка, экскреторный орган и мозг (синганглий), с правой — слюнные и трубчатая железы и гонада. 1 — мешковидная замкнутая средняя кишка, 2 — специализированный экскреторный орган, сформировавшийся на месте задней кишки, 3 — экстраинтестинальные слюнные железы, 4 — трубчатая железа, орган водно-солевого обмена, 5 — половые железы, 6 — синганглий, 7 — ротовой аппарат.

Fig. 3. Anatomical organization of adults of trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae).

жертвы. При всем этом краснотелки в совокупности всех стадий развития обнаруживают пример исключительной эколого-физиологической специализации и в то же время пластичности, редко встречающихся у других членистоногих (Shatrov, 2001).

Здесь важно иметь в виду, что как у клещей, так и у других животных, эволюционирует не одна какая-нибудь стадия жизненного цикла, например, паразитическая личинка, или же хищный взрослый клещ, а весь онтогенез целиком в совокупности всех его стадий. В частности, у краснотелок ведущим фактором является не паразитизм личинок, а условия среды, в которых происходит все развитие клещей и в особенности жизнедеятельность взрослой стадии. Поэтому у этих клещей выражена не паразито-хозяйинная специфичность, а достаточно широкая эколого-физиологическая специализация, крайне редкая у настоящих паразитов (Shatrov, 2001). Вопрос о специфичности сложный и выходит за рамки этой статьи.

Весьма своеобразны и даже уникальны краснотелки и в отношении своих морфо-физиологических особенностей. Помимо чрезвычайно развитого комплекса экстраинтестинальных слюнных желез (рис. 2, 2, 3; 3), что свойственно всем паразитенгонам и что является наряду с колюще-сосущим ротовым аппаратом одной из главнейших предпосылок для выработки внекишечного пищеварения, у краснотелок происходит полное замыкание мешковидной средней кишки, не разделенной на функционально различные отделы (рис. 3). Этот мешковидный орган выполнен стационарной эпителиальной тканью наподобие выстилки печени позвоночных животных и объединяет целый ряд функций, в том числе и хранение в кишечных клетках всех непереваренных остатков на протяжении довольно длительной жизни клещей (до 3 лет) (Шатров, 2000). Несомненно, краснотелки обладали в историческом прошлом сквозным кишечником, но отсутствие необходимости в выведении из организма каких бы то ни было крупных масс непереваренных веществ как раз и привело к замыканию средней кишки. Кто может сомневаться, что подобная исключительная черта в организации этих клещей возникла именно вследствие внекишечного пищеварения?

Несмотря на такие неблагоприятные с позиций физиологии особенности внутреннего строения, во многом архаичного и в то же время регрессивного, краснотелки обнаруживают тем не менее исключительное биологическое разнообразие и стабильность в реализации сложного жизненного цикла в различных климатических зонах земного шара, что свидетельствует о явном прогрессе группы в целом. При этом всех клещей-паразитенгон с эколого-физиологических позиций уместно рассматривать как хищников, вне зависимости от размеров потенциальной жертвы.

Таким образом, мы видим, что в своем крайнем выражении внекишечное пищеварение способно совершать поистине чудеса в организации животных, и нужно еще внимательно приглядеться к другим группам членистоногих, чтобы в полной мере оценить и познать его масштабы и значение в эволюции животного мира. Мы рассмотрели только самые общие представления о таком парадоксальном явлении, как внекишечное пищеварение и его очевидные последствия у клещей. Остается еще масса нерешенных вопросов, ответить на которые предстоит в будущем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внекишечное пищеварение, в высокой степени свойственное всем клещам-паразитенгонам, привело к биологическому прогрессу наиболее специализированной их группы — краснотелковых клещей. Всех паразитенгон как их личинок, так и активные постларвальные стадии, вне зависимости от размеров их потенциальной жертвы, с экологических и морфофункциональных позиций можно отнести к хищникам или же к микрохищникам.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49081), а также при поддержке гранта НШ-1664.2003.4.

Список литературы

- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 320 с.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М.: Наука, 1964. 444 с.
- Уголев А. М. Мембранное пищеварение и процессы усвоения пищи в мире животных // Журн. Эволюц. биохимии и физиол. 1972. Т. 8, № 3. С. 269—279.
- Чайка С. Ю. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. М., 1997. 426 с.
- Шатров А. Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 276 с.
- Åbro A. The initial stylostome formation by parasitic larvae of the water mite genus *Arrenurus* on zygopteran imagines // *Acarologia*. 1984. Т. 25, fasc. 1. P. 33—45.
- Awati P. R. The mechanism of suction in the potato capsid bug, *Lygus pabulinus* Linn. // *Proc. Zool. Soc. London*. 1914. Vol. 2. P. 685—733.
- Cohen A. C. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda // *Ann. Rev. Entomol.* 1995. Vol. 40. P. 85—103.
- Cohen A. C. Solid-to-liquid feeding: The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda // *Am. Entomol.* 1998. Vol. 44, N 2. P. 103—116.
- Mitchell R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites // *Journ. Nat. Hist.* 1970. Vol. 4, N 2. P. 221—229.
- Shatrov A. B. On the origin of parasitism in trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae) // *Acarologia*. 2001. Vol. 41, fasc. 1—2. P. 205—214.
- Snodgrass R. E. The feeding organs of Arachnida, including mites and ticks // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. Washington, 1948. Vol. 110, N 10. 93 p.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
- Поступила 24 XII 2004

EXTRA-ORAL DIGESTION AND THE PROBLEM OF PARASITISM IN PARASITENGONA MITES (ACARIFORMES)

A. B. Shatrov

Key words: extra-oral digestion, morphology, ecology, Parasitengona, Trombiculidae, Microtrombidiidae.

SUMMARY

An analysis of the extra-oral digestion in Parasitengona being a highly specialized group of Acariform mites is carried out from the viewpoint of functional morphology and ecology. The significance of the extra-oral digestion in the life strategy of these mites and their larval

parasitism is also evaluated. The morphological pre-adaptations of this mode of feeding as well as its probable evolutionary consequences are demonstrated by an example of trombiculid mites (Trombiculidae). It is shown, in particular, that parasitism in general may be considered as a particular life scenario implying that the feeding preferences of the organism are evolutionary formed in a close association with other organisms, which provide a parasite with a feeding substrate mainly already prepared for utilization. Based on this assumption, all Parasitengona, including both larval and post-larval instars, irrespectively of the size of their potential victim, preferably should not be considered as parasites, but as micro-predators.
